Jan de Lange, Deventer. 597 pp. — GULLIVER, G. (1890): Abstract. Proc. Anat. Soc. Gr. Britain and Ireland, Jour. Anat. and Physiol., vol. 25. — HALL, E. R., & KELSON, K. R. (1959): The mammals of North America; Ronald Press, New York, 1,083 + 158 pp. — MANVILLE, R. H. (1959): Bregmatic bones in North American lynx.; Science, 130:1,254. — MERRIAM, C. H. (1918): Review of the grizzly and big brown bears of North America . . .; N Amer. Fauna 41, 135 pp., 11 pls. — MIDDENDORFF, A. T. von (1851): Untersuchungen an Schädeln des gemeinen Landbären als kritische Beleuchtung der Streitfrage über die Arten fossiler Höhlenbären; Carl Kray, St. Petersburg, pp. 7–99. — RAUSCH, R. L. (1961): Notes on the black bear, *Ursus americanus* Pallas, in Alaska, with particular reference to dentition and growth; Zeit. Säugetierk., *26*:65–128. — ROMER, A. S. (1933): Vertebrate Paleontology; Univ. Chicago Press, Chicago, 491 pp. — SCHÄFF, E. (1889): Über den Schädel von *Ursus arctos* L.; Archiv Naturgeschichte, Jahrgang 55, Band 1, pp. 244–267. — SCHULTZ, A. H. (1923): Bregmatic fontanelle bones in mammals; Jour. Mamm., 4:65–77. — WORTMAN, J. L. (1920): On some hitherto unrecognized reptilian characters in the skull of the insectivora and other mammals; Proc. U.S. Nat. Mus. **57**, No. 2304, pp. 1–52.

Anschrift des Verfassers: Dr. CHARLES A. LONG, Department of Zoology and Museum of Natural History, Univ. Illinois, Urbana, Illinois, USA.

Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.)

Von HANS REICHSTEIN und DETLEF REISE[1, 2]

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel, Direktor: Prof. Dr. W. Herre

Eingang des Ms. 1. 3. 1964

Einleitung

Untersuchungen zur Variabilität morphologischer Strukturen stellen eine der wesentlichen Grundlagen taxonomischer Arbeiten dar. Die genaue Kenntnis aller möglichen Formen individueller Variabilität ist unerläßlich, „whenever the taxonom is forced to make decision as to whether certain specimes represent a different species or individual variant". (MAYR, LINSLEY, USINGER 1953). Als strukturelle Bildungen von taxonomisch hohem Range gelten die Schmelzschlingen-Muster der Wühlmausbackenzähne. Dem Studium ihrer Variabilität kommt daher besondere Bedeutung zu, und das um so mehr, als sich vielfach allein auf solchen (oder ähnlichen) Gebißbesonderheiten Artkennzeichnungen gründen (Pleistozäne Kleinsäugerforschung). Es ist das Ziel vorliegender Arbeit, zur Klärung eines Problemes beitragen zu helfen, das in jüngster Zeit durch HERRE (1962) erneut und mit neuen Akzenten zur Diskussion gestellt wurde, das Problem nämlich des „Verhältnisses von innerartlichen Ausformungen zu zwischenartlichen Umbildungen", das in engster Beziehung zum Evolutionsgeschehen steht. Das Molarengebiß der Mäuse ist seit langem schon Gegenstand stammesgeschichtlicher Forschung. Eine erste zusammenfassende Darstellung zu diesem Themenkreis verdanken wir HINTON (1926). Seitdem haben die Bemühungen um eine Klärung der Microtinenevolution auf der Grundlage des Strukturwandels der Backenzähne zu weiterreichenden Einblicken in den Entwicklungsablauf geführt (KRETZOI, 1963). Ar-

[1] Herrn Prof. Dr. K. ZIMMERMANN mit den besten Wünschen zum 70. Geburtstag zugeeignet.

[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

beiten über den Erbgang von Gebißmerkmalen dienten gleichlautenden Zielsetzungen (STEVEN, 1953; ZIMMERMANN, 1953). Und auch der jüngste Beitrag zur Molarenstruktur der Erdmaus weist sich als evolutionsbezogen aus (ZIMMERMANN, 1956). Wir werden auf diese Darstellung weiter unten noch näher einzugehen haben.

Material

Das Untersuchungsmaterial umfaßt annähernd 3300 Schädel bzw. Schädelreste von Erdmäusen, die vorwiegend Eulengewöllen entstammen. Ihre Herkunft beschränkt sich fast ausschließlich auf die dänischen Inseln und Jütland (n = 2164) und auf die norddeutsche Tiefebene von Flensburg im NW bis Schwedt/O. im Osten (n = 1108). In einigen Exemplaren wurden Erdmäuse auch aus Skandinavien (n = 22) und den Pyrenäen (n = 12) auf Gebißbesonderheiten durchmustert. Andere Gebiete betreffende Angaben nehmen auf Ausführungen im Schrifttum Bezug. Für Materialüberlassung sind wir zu Dank verbunden den Herren Dr. BRAESTRUP (Zool. Mus. Kopenhagen), Priv.-Doz. Dr. RÖHRS (Zool. Mus. Hamburg), Dr. STEIN und Prof. Dr. ZIMMERMANN (Zool. Mus. Berlin). Das Material aus Schleswig-Holstein (n = ca. 1000) wurde im hiesigen Institut im Rahmen zweier Dissertationen über Populationsdynamik bei Kleinsäugern zusammengestellt.

Ergebnisse

1. Das „normale“ Kauflächenbild

Die Erdmaus ist durch ein relativ kompliziertes Kauflächenbild der oberen Molaren gekennzeichnet. Sie hat am M^2, z. T. auch am 1. Oberkiefer-Backenzahn ein Schmelzprisma mehr als alle anderen Vertreter der Microtini Simpson, 1945[3]. Bei diesen „zusätzlichen“ Prismen handelt es sich um die sogenannte „*exsul*-“ (am M^1) bzw. „*agrestis*-Schlinge“ (am M^2), relativ kleine, am aboralen Zahnende nach innen vorspringende Schmelzzacken unterschiedlicher Größe und Form. Keine artspezifischen Besonderheiten weist dagegen der letzte (3.) obere Molar auf. Mit 4 (selten 5) inneren Schmelzfalten gleicht er den entsprechenden Backenzähnen der überwiegenden Zahl anderer Wühlmaus-Arten. Im Hinblick auf dieses relativ stark differenzierte Kauflächenbild kann die Erdmaus als die am wenigsten evoluierte Art innerhalb der Microtini angesehen werden, unter der Voraussetzung allerdings, daß die Molarenentwicklung im Verlaufe der Evolution tatsächlich vom komplizierten zum einfachen Zahntyp geführt hat bzw. führt. HINTON (1926) hat diese Auffassung in seinem anregenden Werke begründet, sie ist durch spätere Untersuchungen gestützt worden (ZIMMERMANN, 1953). Nun darf heute als erwiesen gelten, daß auch die zweite der beiden möglichen Entwicklungsrichtungen — die zum komplizierten Molaren-Muster führende — während der Evolution verwirklicht worden ist. Das gilt mit Sicherheit z. B. für den ersten Unterkiefer-Molar bei *Pitymys* (KRETZOI, 1963 u. mündl. Mitt.). Offenbar sind also während der Phylogenese beide Alternativen — Vereinfachung und Differenzierung — realisiert worden.

2. Die Variabilität des M^3

Lange Zeit galt die Zahnform mit 4 inneren Schmelzfalten als die bei *Microtus agrestis* ausschließlich vorkommende, jedenfalls sind einfacher gebaute M^3 (mit nur 3 inneren

[3] Lediglich *Microtus pennsylvanicus* (Nordamerika) hat ein mit *M. agrestis* identisches Schmelzschlingen-Bild. Außerdem: das für *M. agrestis exsul* charakteristische tritt auch bei *M. socialis paradoxus* (SW-Turkestan) auf.

Schmelzschlingen, von Rörig u. Börner, 1905, als forma simplex zuerst bei der Feldmaus beschrieben) bislang nicht erwähnt worden. Noch 1953 bemerkt Zimmermann hierzu: „*M. agrestis.* Simplex, auch als Einzelmutante, nicht vorhanden." Aber schon wenig später konnte der Nachweis eines Vorkommens vereinfachter M^3 auch für die Erdmaus erbracht werden. Zimmermann (1956) selbst fand bei der Durchsicht einer Serie von 78 dänischen Erdmäusen aus Eulengewöllen von Hareskoven/Seeland gleich 3 Exemplare von „ausgesprochener simplex-Form". Und von einem weiteren Stück von der Insel Lyö heißt es: „. . . von der sonst bei *agrestis* kräftig entwickelten Endschlinge ist nur noch eine schmale Andeutung vorhanden." Diesen ersten Angaben zum Auftreten reduzierter M^3 bei Erdmäusen können nun weitere hinzugefügt werden. Werfen wir dazu einen Blick auf die summarische Darstellung der Tabelle 1. Aufgezeichnet sind nur die ausgesprochenen simplex-Stücke mit ein- oder beidseitigem Vorkommen dieses Merkmals und einzelne im Gewöll aus dem Kiefer gefallene simplex-Zähne. Wie uns die Material-Durchsicht gelehrt hat, gibt es auch bei *M. agrestis* (analog den Verhältnissen bei *M. arvalis)* außer eindeutigen simplex-Formen M^3-Kauflächenbilder, die zwischen „normal" und „simplex" stehen, die eine klare Zuordnung zum einen oder anderen Zahntyp also nicht erlauben. Wir werden auf dieses Problem noch kurz einzugehen haben. Zunächst finden nur die typischen simplex-Stücke Erwähnung. Wie aus der Zusammenstellung der Tabelle 1 ersichtlich ist, liegen jetzt für Dänemark von 6 verschiedenen Fundstellen Erdmäuse mit vereinfachtem M^3 (simplex) vor: Charlottenlund und Hareskoven auf Seeland, Skanderborg und Skive auf Jütland, von Laaland und von der kleinen, der SW-Küste von Fünen vorgelagerten Insel Lyö. Über das Auftreten von simplex-Erdmäusen auf Lyö und bei Hareskoven waren wir durch Zimmermann bereits informiert. Mit Ausnahme der kleinen Serie von Lyö (leg. Ursin, n = 36) entstammen alle Schädel Gewöllaufsammlungen aus dem letzten Viertel des vorigen Jahrhunderts.

Tabelle 1

Fundorte von *Microtus agrestis* mit simplex-M^3 und Häufigkeit des Auftretens

Gebiet	Fundort	einseitig	beidseitig	Einzelzähne
Dänemark	Charlottenlund/Seel.	2	–	–
	Hareskoven/Seeland	–	1	2r
	Skanderborg/Jütland	2	–	–
	Skive/Jütland	2	1	1l, 2r
	Laaland	1	–	–
	Lyö	1	–	–
Norddeutschland	Hennstedt/Holstein	–	2	–
	Husby bei Flensburg	–	1	–
	Rügen	–	1	–
	Schwedt/O.	–	3	–

Das Auftreten von simplex bei Erdmäusen in Dänemark, vor allem auf der jütländischen Halbinsel, ließ ein Vorkommen entsprechender Varianten auch bei den nach Süden sich anschließenden Populationen (in Schleswig-Holstein) nicht ausgeschlossen erscheinen. Tatsächlich zeitigte die Durchsicht umfangreicher Gewöllserien aus verschiedenen Gegenden dieses Landes weitere simplex-Exemplare. Unter den bislang rund 1000 durchmusterten Erdmäusen befanden sich 3 Stücke mit eindeutig redu-

ziertem M³ (s. Tab. 1). Eines dieser Tiere stammt aus Husby b. Flensburg im Norden Schleswigs, die beiden anderen wurden in der Nähe von Hennstedt b. Heide in Holstein gefunden. Dieser geographischen simplex-Verteilung (westliche Randgebiete des Ostseeraumes) fügen sich zwei weitere, bislang nicht erwähnte Fundorte zwanglos ein: ein simplex-*agrestis* wurde auf Rügen gefangen, drei weitere Exemplare stammen aus Eulengewöllen von Schwedt/O. Für Überlassung dieses Materials sind wir Herrn Dr. STEIN zu Dank verbunden. Damit liegen insgesamt 21 Erdmäuse mit eindeutigem Auftreten des simplex-Merkmals vor. Sie verteilen sich auf 10 verschiedene Fundorte in Dänemark und der norddeutschen Tiefebene. Eine Durchsicht des neueren Schrifttums auf mögliches Vorkommen weiterer simplex-*agrestis* blieb ohne positives Ergebnis, und so haben die hier genannten Tiere aus dem nördlichen Mitteleuropa als die bislang einzigen mit vereinfachtem M³ zu gelten. Ihr Anteil am insgesamt durchgesehenen Material (ca. 3300) bleibt noch unter einem Prozent (< 1 %).



Abb. 1. Individuelle Variabilität des M³-Kauflächenbildes von *M. agrestis* (vom komplizierten zum vereinfachten Zahntyp fortschreitend). a. Viborg/Jütl., b. Fannerup/Dänemark, c. Viborg/Jütl., d. Viborg/Jütl., e. Hareskoven/Seel., f. Husby bei Flensburg, g. Lyö, h. Husby bei Flensburg, i. Schwedt/O., j. Schwedt/O., k. Hennstedt/Holst., l. Skive/Jütl.

Es erscheint verfrüht, auf der Grundlage dieses Materials weiterführende Erörterungen anzustellen im Sinne etwa der noch andauernden Diskussion über die simplex-Zahnform bei der Feldmaus (STEIN, 1958; ZIMMERMANN, 1958; FARBISZEWSKA u. MAKARZEC, 1960). Zurückhaltung erscheint auch geboten hinsichtlich einer Bewertung des geographisch begrenzten Auftretens von simplex bei der Erdmaus (Randgebiete des westlichen Ostseeraumes), das (zufällig?) mit dem stärkster simplex-Konzentration bei der Feldmaus, *M. arvalis*, zusammenfällt. Für den übrigen Teil des mittel- bis osteuropäischen Teils des Verbreitungsgebietes von *agrestis* werden wir ein Vorkommen von simplex mit einiger Sicherheit zwar ausschließen dürfen, die hier durchmusterten Schädelserien umfassen bereits einige tausend Stück (OGNEW, 1950; KRATOCHVIL u. a., 1956; ZIMMERMANN, 1956; NIETHAMMER, 1960); in den weiter nördlich (Skandinavien), östlich (Transural) und südwestlich (Frankreich, Spanien und Portugal) gelegenen Teilen des Areals wird dagegen solange auf Fehlen von simplex bei Erdmäusen nicht geschlossen werden dürfen, solange nicht auch hier Untersuchungen größeren Stils durchgeführt worden sind. Die Seltenheit des Auftretens von simplex bei *M. agrestis* läßt diese Einschränkung geboten erscheinen. Räumlich getrenntes Vorkommen gleicher Molarenstrukturen stellt an sich keine Besonderheit dar; die Erdmaus liefert dafür ein Beispiel (Ausbildung der *exsul*-Schlinge auf den Hebriden und im Osten des Verbreitungsgebietes), auch die Rötelmaus läßt sich anführen (ZIMMERMANN, 1958), und die Feldmaus verdient ebenfalls Erwähnung (FARBISZEWSKA u. MAKARZEC, 1960).

Werfen wir jetzt einen Blick auf das Ausmaß der Variabilität des M^3-Kauflächenbildes. Weiter oben wurde bereits betont, daß zwischen der simplex-Zahnform und der Normalform (mit 4 Innenschlingen) Schmelzschlingen-Muster intermediären Charakters existieren, die einer eindeutigen Zuordnung eines M^3 zum einen oder anderen Zahntyp entgegenstehen. Entsprechende Verhältnisse sind bei der Feldmaus längst bekannt. SCHREUDER (1933) schon hat sie erwähnt und auch STEIN (1958) weiß von ihnen zu berichten: „So sind zwischen Normal und Simplex alle Übergänge (intermediäre Formen) vorhanden. Gerade deren Abgrenzung gegen Normal macht immer wieder Schwierigkeiten . . .“. Auf prinzipiell gleiche Schwierigkeiten stoßen wir bei der Einstufung von Schmelzschlingen-Mustern, die eine Mittelstellung zwischen „normal“ und der stärksten Gliederung (fünf Innenschlingen) einnehmen. In Abb. 1 sind nun die Kauflächenbilder von zwölf 3. oberen Molaren dargestellt. Bild a zeigt einen M^3 stärkster Differenzierung (5 Innenzacken), Bild d und e repräsentieren die typische Form mit 4 inneren Schmelzfalten, k und l schließlich Backenzähne von ausgesprochenem simplex-Typ. Intermediäre Stücke finden wir unter c und g.

M^3 mit 5 Schlingen an der Innenseite treten bei *M. agrestis* lediglich als Einzelvariante auf. Außer dem in Abb. 1 a dargestellten Zahn und einem zweiten vom gleichen Fundort (Viborg/Jütland) sind bislang bekannt geworden ein drittes Exemplar aus Brandenburg (STEIN, 1958), ein weiteres aus dem europäischen Teil der UdSSR (OGNEW, 1950) und schließlich noch ein fünftes, das im Gewöllmaterial aus Hennstedt/Holstein auftauchte. Auf Andeutungen einer 5. Innenschlinge stößt man des öfteren. Auch die zum simplex-Typ führenden Übergangsformen sind nicht selten; vereinzelt traten sie in den Serien von Charlottenlund, Hareskoven, Lyö und Viborg auf, in bemerkenswerter Häufigkeit in einer kleinen Aufsammlung von Hiddensee (leg. HEROLD, n = 13).

3. Die Variabilität des M^2

Spätestens seit BLASIUS (1857) wird dem 2. oberen Molaren der Erdmaus artkennzeichnender Charakter zugesprochen. Unter allen paläarktischen Microtinen (ausgenommen *Microtus socialis paradoxus)* besitzt nur *M. agrestis* am aboralen Ende des M^2 ein kleines inneres Schmelzprisma, eine dritte Schmelzfalte also, die sog. *agrestis*-Zacke. Nun hat schon WINGE (1875) zeigen können, daß der Ausbildungsgrad dieses Prismas erheblicher Variabilität unterworfen ist, die von kräftig entwickelter 3. Innenzacke bis zu völliger Reduktion dieser „so charakteristischen Gebißeigenthümlichkeit“ (BLASIUS) reichen kann. 5 % einer 430 Erdmäuse umfassenden Serie von Seeland (feldmausfreies Gebiet) ließen die 3. Innenschlinge ganz vermissen, bei einem großen Teile war sie nur andeutungsweise vorhanden. Sehr viel später dann hat URSIN (1949) diese Angaben an neuem Material bestätigt: Unter 36 Erdmausschädeln der Insel Lyö waren 12 mit fehlender *agrestis*-Zacke, bei einer Reihe von Tieren trat sie nur in Spuren auf. Erdmäuse mit Anzeichen eines Schlingenverlustes verzeichnet URSIN auch von Thurö, Seeland, Falster und Jütland. Diesen Angaben zur Variabilität des M^2 in dänischen Populationen ist Nennenswertes nicht hinzuzufügen, lediglich die Liste für „fehlende *agrestis*-Schlinge“ um zwei weitere Fundorte in Dänemark zu ergänzen: zwei Schädel von Thurö ließen die 3. Innenzacke völlig vermissen, ein weiterer von Laaland zeichnete sich durch einseitigen Verlust dieser charakteristischen Schmelzfalte aus.

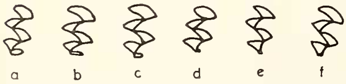


Abb. 2. Individuelle Variabilität des M^2-Kauflächenbildes, führt zum Verlust der *agrestis*-Schlinge. a. Skive/Jütl., b. Boserup/Dänem., c. Laaland, d. Skanderborg/Jütl., f. Charlottenlund/Seel.

Eine Vorstellung von der individuellen Variabilität der *agrestis*-Schlinge mag uns

die Molarenreihe der Abbildung 2 vermitteln. Es handelt sich ausschließlich um Tiere aus dänischen Populationen. An diesem Beispiel wird deutlich, daß die Erdmaus-Zacke in allen Abstufungen auftreten kann; die Übergänge sind fast gleitend und münden schließlich in den für *M. agrestis* nicht mehr typischen M^2 (im Beispiel e und f) aus. Der Anteil intermediärer Formen macht bei dänischen Erdmäusen einen nicht unerheblichen Prozentsatz aus. Schon WINGE und URSIN haben auf diesen Befund hingewiesen.

Es erhebt sich an dieser Stelle die Frage, ob das Auftreten von Erdmäusen mit atypischem M^2 (also fehlender *agrestis*-Schlinge) auf die dänischen Inseln beschränkt ist und dann als Vorkommen von „strictly local and geographic irregular variations" im Sinne DOBSHANSKYS (1941) eine Deutung fände, oder ob nicht Anzeichen dafür sprechen, daß mit einem Auftreten von Erdmäusen ohne *agrestis*-Zacke auch in anderen Gebieten zu rechnen ist? Vom Standpunkt heutiger Kenntnis über die Merkmalsvariabilität ist es mehr als wahrscheinlich, daß schon BLASIUS (1857) eine Erdmaus mit fehlendem *agrestis*-Kennzeichen am M^2 in den Händen gehalten hat. Im einzelnen bemerkt er zu diesem Tier: „Ich habe diese Maus im Jahre 1843 auf bebautem Lande an einem Waldrande in der Nähe von Braunschweig lebendig gefangen . . . und vier Monate lebend erhalten. Lange Zeit hielt ich sie für *A. agrestis.* Sie stimmte in Größe, Färbung und Charakter fast ganz mit *agrestis* überein . . . ". Um so mehr sah er sich nach dem Tode dieses Tieres überrascht, als das Gebiß das charakteristische Erdmaus-Merkmal am 2. oberen Backenzahn vermissen ließ. 10 Jahre lang war BLASIUS vergeblich bemüht, „diese Thierform (also erdmausfarbig mit fehlender *agrestis*-Schlinge) in größerer Anzahl zu erhalten". Schließlich gab er ihr einen spezifisch selbständigen Rang und benannte sie *Arvicola campestris.* Aber schon WINGE (1875) setzte hier Kritik an. Er will die BLASIUSsche *campestris* lediglich als Variante von *A. agrestis* gelten lassen. Ihm folgt später auch TROUESSART (1898—1899). Demgegenüber haben RÖRIG und BÖRNER (1905) die Zugehörigkeit von *A. campestris* zu den Erdmäusen mit Nachdruck bestritten, sie vielmehr für eine echte Feldmaus gehalten. Auch MILLER (1912) führt die von BLASIUS anfänglich als Erdmaus, später dann als selbständige Art betrachtete Form in seinem Katalog in der Synonymenliste von *M. a. arvalis* auf. Wir zögern nicht, der Auffassung WINGES zu folgen, sehen also *A. campestris* Blasius, 1853, als Erdmaus mit reduzierter *agrestis*-Schlinge an. Als Begründung mögen zunächst einmal Angaben von BLASIUS selbst dienen, der als zweifellos bester Säugetierkenner seiner Zeit kaum überzeugender hat darlegen können, daß sein Braunschweiger Tier in „Größe, Färbung und Charakter fast ganz mit *agrestis*" übereinstimmt: Er kenne „kein einziges ganz sicheres und durchgreifendes Merkmal, sie äußerlich von *agrestis* zu trennen". Daß BLASIUS richtig gesehen hat, also tatsächlich einer Erdmaus mit fehlender 3. Innenschlinge am M^2 begegnet war, kann nach Durchsicht von rund 1100 Erdmäusen aus Norddeutschland keinem Zweifel mehr unterliegen. Dieses Material hat gezeigt, daß der Ausbildungsgrad der *agrestis-Schlinge* nicht nur in dänischen, sondern auch in norddeutschen Populationen unterschiedliche Ausmaße annehmen und sogar bis zum Verluste dieses kennzeichnenden Merkmales führen kann. An folgenden Schädeln konnte ein Schlingenausfall am 2. oberen Molar beobachtet werden. Das eine Exemplar stammt aus Gewöllen von Schwedt/O. (leg. RICHTER) und zeichnet sich durch eindeutigen, wenn auch nur linksseitigen Verlust der 3. Innenzacke aus. Einen zweiten Schädel mit entsprechender Schlingenreduktion fanden wir in Gewöllen aus Husby b. Flensburg; auch hier ließ der linke M^2 die *agrestis*-Schlinge vermissen, rechtsseitig war sie nur noch andeutungsweise vorhanden. An der Zugehörigkeit dieses Schädels zu *M. agrestis* besteht kein Zweifel, der Unterkiefer (der im Gewöll in natürlicher Position am Oberkiefer saß) weist das Stück unzweideutig als Erdmaus aus. Zwei weitere Erdmäuse mit Schlingenabbau am zweiten oberen Backenzahn wurden mit Schlagfallen erbeutet, das eine Tier in der Nähe von Raisdorf bei Kiel, das andere bei

Segeberg i. Holstein. In diese Liste atypischer *agrestis*-Schädel (gemessen am M^2-Kauflächenbild) ist auch ein Exemplar aus der Gegend Kölns aufzunehmen, das 1935 Schaefer beschrieben hat. Nicht unerwähnt bleiben soll, daß schon Blasius (1857) vom Niederrhein eine Erdmaus mit fehlender 3. Innenschlinge erhalten hat (ein zweites Exemplar seiner *A. campestris).*

Unsicherheiten in der Zuordnung eines Schädels zur einen *(agrestis)* oder anderen *(arvalis)* Art dürfen als weiterer Beweis dafür gelten, daß in norddeutschen *agrestis*-Populationen der Ausprägungsgrad der *agrestis*-Schlinge tatsächlich nicht unerheblich variiert und schließlich zum Verluste des charakteristischen Prismas führen kann. Das bekunden Angaben von Rörig und Börner (1905) zu einem Kauflächenbild (Abb. 98) ihrer Gebißarbeit, wo es heißt: „Asymmetrisch entwickelter O_2 (= M^2) eines wohl (!) zu *A. arvalis* zu rechnenden Individuums." Und an anderer Stelle wird betont, „... daß es nicht immer möglich ist, am Gebiß die Ackermaus (gemeint ist *M. agrestis)* von der Feldmaus zu unterscheiden." Schaefer (1935) sah sich gelegentlich ähnlichen Schwierigkeiten gegenüber.

Der Verlust der charakteristischen *agrestis*-Schlinge hat Konsequenzen, die sich augenfällig vor allem dort abzeichnen, wo es gilt, an Hand dieses einen Merkmales die Erdmaus von ihrer nächsten Verwandten, der Feldmaus, zu trennen, also besonders in der Gewöllforschung. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß gerade hier manche Erdmaus mit Schlingenverlust am M^2 in Gebieten gemeinsamen Vorkommens beider Arten übersehen worden ist (und auch künftig wird unerkannt bleiben müssen).[4]

Mit zunehmender Kenntnis der individuellen Variabilität von Einzelmerkmalen verlieren bislang anerkannte Kriterien zur Artabgrenzung an Bedeutung. So wissen wir heute mit Sicherheit, daß selbst die lange Zeit als Artcharakteristikum erachtete Konstanz der Chromosomenzahl nicht nur bei einer Reihe von Insekten (Smith, 1956), sondern auch bei einigen Säugetieren, so bei *Sorex araneus* (Sharmann, 1956), *Gerbillus pyramidum* (Wahrmann und Zahavi, 1955) und einigen anderen (Matthey, 1957) nicht mehr als erwiesen anzusehen ist. Hinzu kommt, daß Einzelmerkmale hinsichtlich einer Artentrennung wegen ihres vielfach nachgewiesenen klinhaften Wandels (Mayr, 1963) in verschiedenen geographischen Gebieten Unterschiedliches zu leisten vermögen. Es sei in diesem Zusammenhange nur an die Artenpaare *Crocidura leucodon/russula, Apodemus sylvaticus/flavicollis* und *Mustela erminea/nivalis* erinnert. Damit wird offenbar, daß Artkennzeichnungen nach morphologischen Strukturen nur auf Merkmalskomplexen basieren können. Im Falle von sibling species versagen auch diese, und die Art wird dann nur faßbar als natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft.

4. Die Variabilität des M^1

Innerhalb der Wühlmäuse ist *Microtus agrestis* durch den Besitz eines kleinen 4. inneren Schmelzprismas am 1. oberen Backenzahn gekennzeichnet. Dieses Prisma gehört zum „Normalbild" des Erdmauszahnes nur bei den Unterarten Nord- und Osteuropas *(M. a. agrestis* 98 %, *M. a. ognewi* 100 %. Ognew, 1950) und bei einigen Formen der Hebriden *(M. a. exsul* 86 %, *M. a. mial* 95 %, *M. a. macgillivrayi* 100 %, Barret-Hamilton, 1914). Uns haben 22 Tiere der Nominatform aus Norwegen und Finnland vorgelegen, 15 von ihnen ließen die 4. Innenschlinge am M^1 deutlich erkennen, das sind nahezu 70 %. Es ist daher kein Zufall, daß der Erstbeschreibung dieser „extra small, but distinct internal cement-space" am M^1 (Barret-Hamilton, 1896) eine norwegische Erdmaus zugrunde liegt. In wechselnder, jedoch nur geringer bis sehr geringer Häufigkeit tritt die *exsul*-Zacke im übrigen Verbreitungsgebiet auf. Das

[4] Schon Tullberg (1899) hat sich „... auf das entschiedenste dagegen verwahrt, daß man sich zu systematischen Zwecken ausschließlich (der Gebißmerkmale) bedienen sollte."

gilt für die englischen Unterarten (*M. a. hirtus, M. a. neglectus*, Barret-Hamilton, 1914) in gleichem Maße wie für die das dänische Inselreich bewohnende (Ursin, 1949). Wir selbst sind nach Durchsicht einer größeren Gewöllserie aus Dänemark (n = 994) ebenfalls auf nur wenige Exemplare (5) mit diesem Kauflächenbild gestoßen. Für den norddeutschen Raum stellen sich die Verhältnisse bis jetzt so dar: weniger als 0,5 % des durchmusterten Materials aus Schleswig-Holstein (3 von 961 Schädeln) zeigte die 4. Innenschlinge in deutlicher Ausprägung; höhere Werte sind für die weiter östlich angrenzenden Gebiete einzusetzen. Unter 102 Tieren aus Mecklenburg und Brandenburg ließen 4 (= 4 %) die *exsul*-Schlinge klar erkennen. Etwa gleichlautende Angaben liegen für den mittleren bis südlichen Teil des europäischen Rußland vor (Ognew, 1950). Für die Tschechoslowakei stehen uns aus Kratochvil u. a. (1956) die folgenden Daten zur Verfügung. In Südböhmen waren 90,5 % der untersuchten Erdmäuse (n = 42), in der Hohen Tatra 91 % (n = 111) und im Altvatergebirge 96 % (n = 29) durch Verlust der *exsul*-Schlinge ausgezeichnet. Einen Hinweis auf die Verhältnisse bei ostalpinen *agrestis* verdanken wir v. Wettstein (1959): nur bei einem von 34 Schädeln war eine kleine, aber deutliche 4. Innenschlinge vorhanden. Insgesamt gesehen zeichnet sich vom Auftreten dieses Zahnmerkmals ein Bild ab, das in großen Zügen eine klare geographische Verteilung erkennen läßt: von West- bis Osteuropa herrscht der vereinfachte Zahntyp vor, im Norden und Osten des Verbreitungsgebietes und auf Inselgruppen der Hebriden überwiegen bei weitem die Formen mit dem differenzierteren M^1.

5. Die Zahnmerkmalskombinationen

Die Untersuchungen über die Variabilität der Kauflächenbilder der einzelnen Molaren (M^1, M^2 und M^3) führen uns zwangsläufig zu folgender Fragestellung: treten die einzelnen Merkmalstypen der Zähne (reduziert oder nicht) im Molarengebiß der Erdmaus in den verschiedensten Kombinationen auf, oder zeichnet sich ein Anordnungsprinzip in der Weise ab, daß eine bestimmte Gesetzmäßigkeit in der Reihenfolge der Reduktionen an den einzelnen Backenzähnen zum Ausdruck käme im Sinne etwa eines Hinweises von Hinton, wonach „... simplification has proceeded from behind forwards in upper molars ...“?

Grundlage der weiteren Erörterungen sind die Aufzeichnungen in Tabelle 2. In schematischer Anordnung sind hier die überhaupt möglichen und die tatsächlich realisierten Zahnmerkmalskombinationen dargestellt. Die zuletzt genannten werden auch im Bilde wiedergegeben (Abb. 3). Der Kombinationstyp a repräsentiert das gewissermaßen noch intakte Gebiß mit 4 (M^1), 3 (M^2) und 4–5 (M^3) Schmelzschlingen an der Molareninnenseite.

Tabelle 2

Zusammenstellung der möglichen und verwirklichten Zahnkombinationen (stark umrandet) **und Häufigkeit des Auftretens bei** *Microtus agrestis*

Kombinationstyp		mit *exsul*-Schlinge				ohne *exsul*-Schlinge			
		a	b	c	d	e	f	g	h
Zahl der Innenzacken am	M^1	4	4	4	4	3	3	3	3
	M^2	3	3	2	2	3	3	2	2
	M^3	4–5	3	4–5	3	4–5	3	4–5	3
Häufigkeit des Auftretens		örtlich sehr häufig	0	0	0	häufigste Kombination	8	ganz vereinzelt häufig	1

Wie Tab. 2 erkennen läßt, ist in der Gruppe „mit *exsul*-Schlinge“ bislang nur ein Gebißtyp, der allgemein bekannte mit 4—3—4(5) inneren Schmelzzacken an den jeweiligen Molaren gefunden worden. Es ist der unter a dargestellte; simplex-Formen fehlen hier ebenso (b und d) wie solche, die durch Verlust der *agrestis*-Schlinge ausgezeichnet sind (c und d). Reduktionen am M^2 und M^3 treten nach den bisherigen Beobachtungen nur dort auf, wo auch Molaren-Abbau am M^1 stattgefunden hat (Gruppe „ohne *exsul*-Schlinge“).

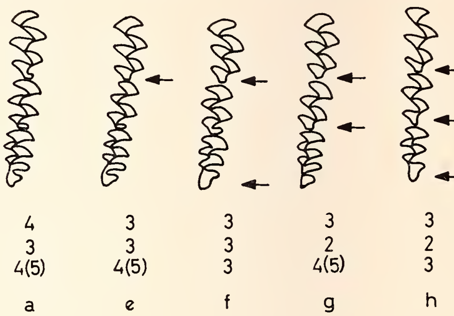


Abb. 3. Kombinationen der verschiedenen Zahntypen im Molaren-Gebiß der Erdmaus.

a. mit *exsul*- und *agrestis*-Schlinge, e. ohne *exsul*- und mit *agrestis*-Schlinge, f. ohne *exsul*-, mit *agrestis*-Schlinge u. simplex-Merkmal, g. ohne *exsul*- und *agrestis*-Schlinge, h. ohne *exsul*- u. *agrestis*-Schlinge und mit simplex-Merkmal.

Ob Schlingenverlust am ersten oberen Backenzahn tatsächlich Voraussetzung für Vereinfachung an den beiden folgenden ist — wie es Zimmermann (1956) in einer Vermutung ausgesprochen hat — möchten wir abwartend beurteilen, für eine endgültige Beantwortung dieser Frage erscheint uns der Umfang der bislang durchmusterten Schädelserien mit *exsul*-Schlinge nicht überzeugend genug.

Unter den Erdmäusen „ohne *exsul*-Schlinge“ sind von den möglichen Zahnkombinationen alle verwirklicht; e (in Tab. 2 und in Abb. 3) repräsentiert das für die meisten west- bis osteuropäischen *Microtus agrestis* typische Schlingenbild mit jeweils 3 Innenzacken am M^1 und M^2 und 4 bis 5 Schmelzschlingen am M^3. Unter g (Tab. 2 und Abb. 3) ist eine Gebißform aufgeführt, die der erstmalig von Winge beschriebenen entspricht und wegen fehlender *agrestis*-Zacke Aufmerksam-

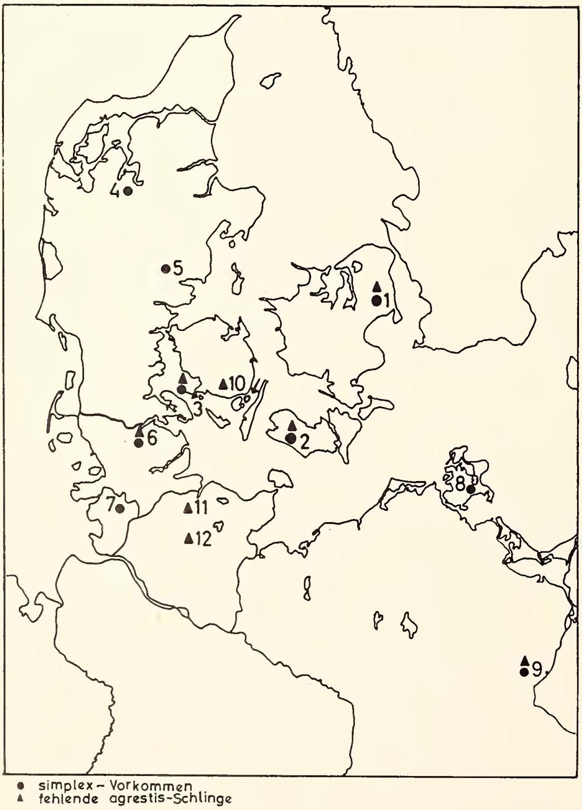


Abb. 4. Auftreten von *Microtus agrestis* mit simplex-Merkmal und oder atypischem M^2 (ohne *agrestis*-Schlinge) auf den dänischen Inseln, in Jütland und der norddeutschen Tiefebene. 1. Hareskoven und Charlottenlund, 2. Laaland, 3. Lyö, 4. Skive, 5. Skanderborg, 6. Flensburg und Husby, 7. Hennstedt/Holstein, 8. Rügen, 9. Schwedt/O., 10. Thurö, 11. Raisdorf bei Kiel, 12. Segeberg/Holstein.

keit gefunden hat. Relativ häufig kommt dieses für *agrestis* atypische Kauflächenbild bei Erdmäusen auf Lyö vor (URSIN, 1949). Dagegen ist der unter h gezeigte Gebißtyp (Tab. 2 und Abb. 3) bis jetzt nur einmal gefunden worden (auf Lyö): hier ist zum Molaren-Abbau am M^1 und M^2 noch ein solcher am M^3 getreten, der zur simplex-Form der Erdmaus führt.

Die bisherigen Ausführungen können den Eindruck erwecken, daß eine Vereinfachung der Molaren bei *M. agrestis* gerichtet verläuft: Schlingenverlust am voraufgehenden Zahn ist notwendige Voraussetzung für Reduktionen am jeweils darauffolgenden. ZIMMERMANN (1956) hat solche Gedankengänge zuerst formuliert. Nun läßt aber die unter f (Tab. 2 und Abb. 3) dargestellte Gebißreihe erkennen, daß ein Auftreten der forma simplex bei Erdmäusen (also Reduktion am M^3) an einen Schlingenverlust am voraufgehenden Zahn nicht gebunden ist. Uns haben insgesamt 8 simplex-Erdmäuse vorgelegen (Tab. 2), deren zweiter oberer Molar die *agrestis*-Zacke in deutlicher Ausprägung zeigte. Einige dieser simplex-Tiere mit *agrestis*-Zacke sind in Abb. 1 unter h bis l zu finden.

Am Bestehen eines anderen Zusammenhanges zwischen dem Auftreten vereinfachter M^2 und M^3 sollte es indessen keinen Zweifel geben. Es ist — um mit ZIMMERMANN (1956) zu sprechen — „anscheinend kein Zufall, ... daß die einzigen bisher bekannten simplex-Formen ... in jenen ... Populationen auftreten, die sich durch eine Konzentration reduzierter M^2 auszeichnen“. Diese Angaben beziehen sich auf dänische Erdmäuse. Sie haben jedoch für das gesamte Areal des westlichen Ostseerandgebietes Gültigkeit. Tatsächlich läßt ein Blick auf Abb. 4 erkennen, daß das Auftreten der forma simplex mit demjenigen vereinfachter M^2 in großen Zügen zusammenfällt. Zu prüfen bleibt, ob das relativ gehäufte Auftreten vereinfachter Zahnstrukturen in den westlichen Randgebieten des Ostseeraumes bei *Microtus agrestis* Ausdruck einer bestimmten Selektionswirkung ist, wobei natürlich der „Auslesewert nicht in den sichtbaren Merkmalen zu suchen ist, dem Verlust oder Vorhandensein der winzigen Schmelzzacken ...“ (STEIN, 1958), oder ob nicht vielmehr die reduzierte Zahnform aufzufassen ist als „Einzelschritt eines orthogenetisch verlaufenden Evolutionsprozesses (Vereinfachung des Microtinen-Gebisses)“, womit wir der Auffassung von ZIMMERMANN (1953) zum simplex-Problem bei *Microtus arvalis* folgten. Abschließend verdienen einige Kombinationstypen im Molaren-Gebiß der Erdmaus Erwähnung, die unter den in Tab. 2 genannten nicht aufgeführt sind. Es handelt sich um asymmetrische Kauflächenbilder, von denen in unserem Materiale die in Tab. 3 zusammengestellten gefunden wurden.

Tabelle 3

Asymmetrische Kauflächenbilder bei *Microtus agrestis*.

A. Einseitiger Verlust der *exsul*-Schlinge, B. einseitiger Verlust der *agrestis*-Schlinge, C. einseitiges Auftreten von fehlender *agrestis*-Schlinge und simplex-M^3, D. einseitiges Auftreten von simplex bei gleichzeitigem Fehlen der *agrestis*-Schlinge der anderen Gebißhälfte, E. einseitiges Auftreten von simplex.

		A		B		C		D		E	
Zahl der	M^1	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3
Innenzacken	M^2	3	3	3	2	3	2	2	3	3	3
am	M^3	4	4	4	4	4	3	4	3	4	3

Zusammenfassung

An rund 3300 Erdmäusen *(Microtus agrestis)* aus Dänemark und Norddeutschland wird die Variabilität des Schmelzschlingen-Musters der oberen Backenzähne untersucht. 21 *Microtus agrestis* von 10 verschiedenen Fundorten zeigten das simplex-Merkmal (M^3 mit nur drei inneren Schmelzfalten) in eindeutiger Ausprägung. Ganz vereinzelt traten Erdmäuse mit fünf inneren Schmelzfalten auf. Die Variabilität der *agrestis*-Schlinge (am M^2) ist erheblich; sie führt im Extremfalle zum Verlust dieses charakteristischen Merkmals. Gehäuftes Auftreten von Erdmäusen ohne *agrestis*-Schlinge hat URSIN für Lyö festgestellt; weitere Tiere mit Schlingenverlust am M^2 wurden auf Seeland, Laaland, Thurö (Dänemark) und bei Kiel, Flensburg, Segeberg/Holstein und Schwedt/O. (Norddeutschland) gefunden. A. *campestris* Blasius, 1853, wird ebenfalls als Erdmaus mit reduzierter *agrestis*-Schlinge angesehen. Der Anteil von Erdmäusen mit *exsul*-Schlinge beläuft sich in Dänemark und Nordwestdeutschland auf rund 0,5 %. Die verschiedenen Kauflächenbilder der einzelnen Zähne treten im Molarengebiß in keiner solchen Kombination auf, die eine bestimmte Reihenfolge in der Molarenvereinfachung erkennen ließe. Das geographisch gemeinsame Vorkommen reduzierter M^2 und M^3 wird nicht als zufällig angesehen.

Summary

The investigation on the variability of the enamel pattern of upper molars is based on more than 3300 *Microtus agrestis* from Denmark and North-Germany. Among these skulls chiefly deriving from owl-pellets the forma simplex (M^3 with only three inner angles) is distinctly marked in 21 specimens from ten different localities. M^3 with five inner angles are scarce. The variation of the 3. inner angle of the second upper molar (the *agrestis*-loop) is important, and directs towards the total loss of this characteristic. URSIN has ascertained frequent occurance of *M. agrestis* without this typical sign on Lyö. Other specimens with reduced M^2 are found on Seeland, Laaland, Thurö (Denmark) and near Kiel, Flensburg, Segeberg/Holstein and Schwedt/O. (Germany). *A. campestris* Blasius, 1853, is considered a true *M. agrestis*. In Denmark and northwestern Germany the *exsul*-loop (M^1) occurs in about 0,5 % of the specimens examined. The various enamel patterns of the three upper molars are found in diverse combinations; thus there is no indication that simplification in upper molares proceeds in a settled direction. The occurrance of reduced M^2 and M^3 within the same geographic region (Denmark and Germany) is not taken for mere accident.

Literatur

BARRET-HAMILTON, G. E. H. (1896): On a Variation in the Pattern of the Teeth of a specimen of the common field vole; Proc. Zool. Soc. London, 598–599.

BARRET-HAMILTON, G. E. H. (1914): A History of British Mammals, part XV, London.

BLASIUS, I. H. (1857): Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands; Braunschweig.

DOBSHANSKY, Th. (1941): Genetics and the origin of species, New York

FARBISZEWSKA, J. u. MAKARZEC, B. (1960): Gebißvariabilität bei *Microtus arvalis* (PALLAS, 1779) in Ost-Polen; Acta Theriol. **3**, 302–307.

HERRE, W. (1962): Zur Problematik des Verhältnisses innerartlicher Ausformungen zu zwischenartlichen Umbildungen; Zool. Anz. **169**, 68–77.

HINTON, M. A. C. (1926): Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and exstinct; London.

KRATOCHVIL, J. u. a. (1956): Eine Analyse von vier Populationen der Erdwühlmaus aus der Tschechoslowakei; Folia Zoologica **5** (19), 63–82 u. 149–166 (Tschech. m. dtsch. Zus.).

KRETZOI, M. (1963): Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Arvicolidae; Vortrag auf d. 37. Hauptversammlung d. Deutschen Ges. f. Säugetierkd. in Frankfurt/M.

MATTHEY, R. (1957): Cytologie et Taxonomie du genre *Meriones*, Illiger (Rodentia – Muridae – Gerbillinae); Säugetierkdl. Mitt. **5**, 145–150.

MAYR, E. (1963): Animal species and Evolution; Cambridge, Massachusetts.

MAYR, E., E. G. LINSLEY and R. L. USINGER (1953): Methods and principles of systematic Zoology; New York, Toronto, London.

MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe; London.

NIETHAMMER, J. (1960): Über neue Gewöllinhalte rheinischer Schleiereulen *(Tyto alba)*; Decheniana **113**, 99–111.

Ognew, S. I. (1950): Säugetiere der UdSSR und der angrenzenden Länder; Moskau (russ.).
Rörig, G. u. C. Börner (1905): Studien über das Gebiß mitteleuropäischer recenter Mäuse; Arb. aus der Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtschaft **5**, 37–89.
Schaefer, H. (1935): Studien an mitteleuropäischen Kleinsäugern, mit besonderer Berücksichtigung der Rassenbildung; Arch. f. Naturgesch. NF **4**, 535–590.
Sharmann, G. B. (1956): Chromosomes of the Common Shrew; Nature **177**, 941–942.
Schreuder, A. (1933): Microtinae (Rodentia) in the Netherlands, extinct and recent; Verh. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **30** (1), 1–37.
Smith, St. G. (1956): Chromosomal Polymorphism in a Bark Weevil; Nature **177**, 386.
Stein, G. H. W. (1958): Über den Selektionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas); Zool. Jb. Syst. **86**, 27–34.
Steven, D. M. (1953): Recent evolution in the genus *Clethrionomys;* Symp. Soc. exp. Biol. **7**, 310–319.
Trouessart, E.-L. (1898–1899): Catalogus Mammalium; Berolini.
Tullberg, T. (1899): Über das System der Nagethiere; Upsala.
Ursin, E. (1949): Variation on Number of enamel loops in the two anterior upper cheek teeth in Danish *Microtus agrestis;* Vidensk. Medd. fra Dansk. naturhist. Foren. **111**, 257–261.
Wahrmann, J. u. A. Zahavi (1955): Cytological contributions to the Phylogeny and Classification of the Rodent Genus *Gerbillus;* Nature **175**, 600–602.
Wettstein, O. von (1959): Die alpinen Erdmäuse; Sitzber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. Abt. I, **168**, 683–692.
Winge, H. (1875): Om *Arvicola arvalis* i Danmark og Artsberettigelsen af *Arvicola campestris* Blasius; Vidensk. Medd. fra den naturhist. Foren, 237–241.
Zimmermann, K. (1953): Die simplex-Zahnform der Feldmaus, *Microtus arvalis* Pallas; Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg 1952, 492–498.
Zimmermann, K. (1956): Zur Evolution der Molaren-Struktur der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.), Zool. Jb. Syst. **84**, 269–274.
Zimmermann, K. (1958): Selektionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus? (Eine Entgegnung); Zool. Jb. Syst. **86**, 35–40.

Anschrift der Verfasser: Dr. Hans Reichstein und Detlef Reise, Institut für Haustierkunde, Neue Universität, Kiel

Bestimmung der Sehschärfe (Minimum separabile) sowie Dressurverhalten des skandinavischen Berglemmings *(Lemmus lemmus L.)*

Von H. Rahmann und M. Esser

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster/Westf.
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. Rensch

Eingang des Ms. 30. 12. 1963

Einleitung

Nur bei wenigen Säugern wurde bisher eine experimentelle Prüfung der Sehschärfe vorgenommen. So sind in der Zusammenstellung von Altevogt (1955) nicht mehr als 10 Arbeiten angeführt, denen inzwischen lediglich 11 weitere Angaben aus der Literatur hinzugefügt werden können (vergl. Tab. 2). Speziell an Nagetieren wurden bisher genauer untersucht die pigmentierte und albinotische Ratte (Lashley 1930, Hermann 1958) sowie einmal mit Pervitin behandelte und demgegenüber unbehandelte Gold-